植 物 分 类 学 报 24 (6): 411—422 (1986)
Acta Phytotaxonomica Sinica

篦子三尖杉的胚胎学研究及其系统位置的探讨

李 莹 王伏雄 陈祖铿
(中国科学院植物研究所，北京)

摘要 篦子三尖杉 *Cephalotaxus oliveri* 的成熟花粉包含两个细胞，花粉管在精原细胞产生后经历了一年的休眠期；精原细胞分裂产生两个体积不等的精子；雌配子体游离核经 12 次分裂后形成细胞壁；窄长的颈卵器单个顶生；卵细胞中含有大量类核仁状体；受精时，雌雄核在分裂中期完全融合；原胚游离核在 16 核时产生细胞壁；原胚具冠细胞；无裂生多胚现象；成熟胚二枚子叶。

总之，篦子三尖杉与本属其它种相比，存在明显的差异。如精原细胞分裂前细胞中心细胞质浓缩成星状放射区域；苗端早在胚成熟前分化形成明显的突起，以及成熟胚的子叶极为发达等等。因此，作者赞同将篦子三尖杉在本属中另立一组的观点。

关键词 三尖杉属；胚胎发育；系统发育

有关三尖杉属 *Cephalotaxus* 的胚胎学研究，过去已有不少工作报告 (Arnoldi, 1900; Worsdell, 1900, 1901; Lawson, 1907; Sugihara, 1947; Favre-Duchartre, 1957; Singh, 1961, 1964; Khoshoo, 1957; Kaur, 1958; Coker, 1907; Buchholz, 1925; Gianordoli, 1974) 但材料仅限于 *Cephalotaxus drupacea* 及其一变种 *C. drupacea* var. *pedunculata* 和 *C. fortunei*。关于篦子三尖杉 *C. oliveri* 的胚胎学工作迄今尚无报道。本文将根据研究篦子三尖杉雌雄球花，大小孢子及雌雄配子体发育，受精作用和胚胎发育过程的原始资料，同时参阅有关文献，探讨其在三尖杉科中的分类位置。

材 料 和 方 法

雌雄球花分别采集于湖南省绥宁黄双自然保护区 (1983 年) 和大庸张家界国家森林公园 (1984 年)。少量雄花采自四川省金佛山。

材料固定于甲醛-醋酸-50%乙醇混合固定液或纳瓦兴固定液中。石蜡切片厚 8—10 μm。一般光学显微镜观察用海登汉铁矾苏木精染色法和改良的席夫染色反应与苏木精对染的方法(郑国锠，1982)。二细胞时期的雄配子体、将要分裂成精子的精原细胞、雄配子以及卵受精前后等时期的材料还用了改良的 Feulgen 反应法。雄配子体发育及原胚发育采用整体解剖法观察。

观 察 结 果

(一) 小孢子发生和雄配子体发育

四分体后期，小孢子囊壁只留下表皮和具双核的绒毡层。表皮细胞体积大、壁厚、常含丹宁。绒毡层细胞大而不规则，细胞质中充满脂滴和淀粉。单细胞小孢子形成后，绒毡层逐渐解体消失。

四分体以四面体方式排列。四分小孢子及单细胞小孢子细胞中均含大颗粒淀粉(图版 1:1)。

二细胞时期的花粉球形,生殖细胞紧贴花粉壁,成双凸透镜状,核着色很深。管细胞占据了花粉的大部分空间,胞质很稀,核靠近生殖细胞(图版 1:2)。二细胞中均无淀粉,随着小孢子囊壁的破裂,花粉开始脱落。

二细胞花粉由珠孔道进入胚珠,着落于退化了的珠心顶端(一个弱发育的贮粉室)(图版 1:3),萌发后伸出一个短而宽的花粉管。生殖细胞分裂形成一个精原细胞和一个不育细胞,管核与不育细胞体积很快变得基本相等,其直径约 7 μm。精原细胞直径约 14 μm。雄配子体在这个阶段进入休眠期(图版 1:4)。

经过一年的休眠后,翌年春花粉管开始继续生长。一般同一珠心有花粉管 2—5 条,多时达 8 条。起初,花粉管生长速度缓慢,而在受精前几天,则突然加快,迅速穿透珠心。

随着花粉管生长,精原细胞体积不断增大,细胞质变浓,显然在为精子的形成积蓄能量及养料。而管核和不育细胞体积几无变化。

当花粉管到达珠心与雌配子体交界处,即接近颈卵器上端时,颈卵器基本成熟,颈细胞也开始退化(图版 2:5)。这时花粉管顶端明显膨大成扁平状,精原细胞达到最大体积,长轴直径约 58 μm。其形态结构也发生了明显变化,核变成长圆形,宽轴直径约 22μm,靠细胞一侧,核质稀,有液泡,核仁显著,直径约 3 μm。细胞中心的细胞质特别浓,形成一个着色很深的区域,细胞质由此呈星状向四周放射,其形态与银杏精原细胞中的生毛体有些相似(图版 1:5)。经详细观察可以判定,这个星状放射区域的出现是精原细胞将要分裂的标志。

精原细胞分裂形成两个体积不等的精细胞,大精子直径约 48 μm,小精子直径约 43 μm(图版 1:6)。

颈细胞退化,花粉管顶端破裂,两个精子及花粉管内含物均进入颈卵器内,管核和不育细胞则很快解体。

(二)大孢子发生和雌配子体发育

传粉前,珠孔端 2—3 层珠心细胞解体,形成一个弱发育的贮粉室(图版 1:3)。这时,珠孔端珠被内表皮细胞活性增加,传粉后这些细胞经几次横向分裂并伸长使珠孔关闭,从而很好地将落入珠孔内的花粉封藏起来(图 1: 2,4)。当大孢子母细胞形成时,这些伸长了的细胞壁十分厚,珠心与珠被会合处的一些珠被内表皮细胞及珠心最外层细胞中累积丹宁。图 1:1—4 显示大孢子母细胞形成时胚珠整体轮廓及各部形态。

在雌配子体游离核期,珠心细胞含大量淀粉,为雌配子体发育不断提供营养。雌配子体发育后期,珠心细胞被挤压变形,最终只剩一薄层。

紧靠合点端,有一团珠心细胞几乎呈环状同心排列,中心有一个细胞明显增大,沿胚珠长轴伸长极明显,一个大的细胞核位于中心,核质颗粒状星散分布,细胞质稀薄,整个细胞主要被几个大液泡填充,这就是大孢子母细胞。成熟大孢子母细胞长约 48 μm,宽约 17 μm(图版 2:1)。

大孢子母细胞经减数分裂形成四分大孢子。一般只有一个大孢子具功能,其核经有丝分裂形成许多游离核。随着游离核数目的增加,雌配子体的体积不断增大,中心是一个

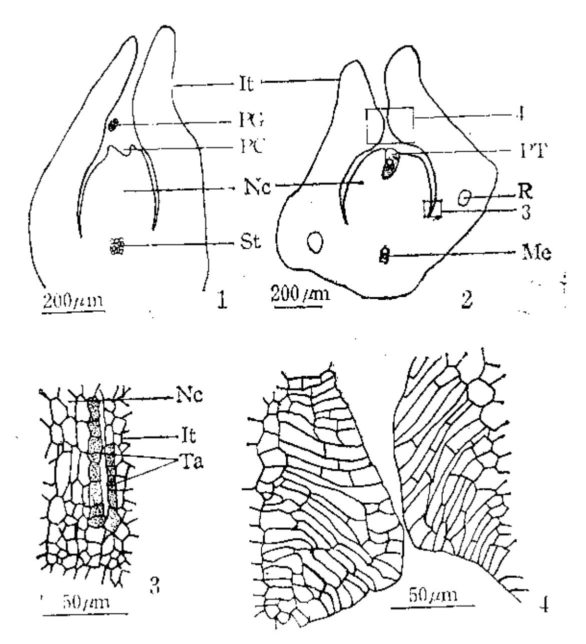


图 1　传粉前后的胚珠结构

It-珠被 (integument); Me-大孢子母细胞 (megaspore mother cell); Nc-珠心 (nucellus); PC-贮粉室 (pollen chamber); PG-花粉粒 (pollen grain); PT-花粉管(pollen tube); R-树脂道 (resin canal); St-造孢组织(sporogenous tissue); Ta-含丹宁细胞 (cells containing tannin)。

1. 散粉期胚珠轮廓,珠心合点端造孢组织已形成； 2. 受粉后胚珠轮廓，花粉管开始休眠,大孢子母细胞形成,珠被中出现树脂道； 3. 2 的局部放大，示珠心与珠被表皮细胞累积丹宁； 4. 2 的局部放大，示珠孔端珠被内表皮细胞横向分裂并伸长封闭珠孔。

Fig. 1. Ovule during the time of pollination

1. Ovule at the time of pollination; 2. Ovule after pollination, showing the pollen tube at dormancy, the magaspore mother cell, and the resin passage in the integument; 3. Portion marked 3 in 2 enlarged. Note the epidermal cells of the nucellus and integument containing tannin; 4. Portion marked 4 in 2 enlarged to show the closure of micropyle.

大液泡。细胞质沿大孢子壁边缘成一薄层，其间不均匀地分布着游离核(图版 2:2)。有时游离核分布十分均匀，游离核以纺锤丝相联(图版 1:7)。作者推测这是一次游离核有丝分裂刚刚结束的标志。Singh (1978) 认为只在最后一次游离核分裂时，游离核才均等地分布，纺锤体亦不消失，继而参与细胞壁的形成。但 Singh 的观点解释不了游离核早期的均等分布。

雌配子体细胞壁的形成开始于 12 次有丝分裂后(理论上产生 4096 个核,实际计算大约为 4234 个游离核)。细胞壁的形成是向心的。在整个雌配子体被细胞充满前，最内层细胞向着中心的端壁总是开放的,细胞核在此处通过纺锤丝与相邻细胞的核相连接。

当整个雌配子体被细胞填满后,珠孔端表面几个细胞体积增大,核变得大而明显，形成颈卵器原始细胞(图版 2:3)。与之紧紧相邻的细胞经多次垂周分裂，分化出一层套细胞。颈卵器发育成熟后,套细胞纵向略伸长,且变得不连续,偶尔可见双核的套细胞。

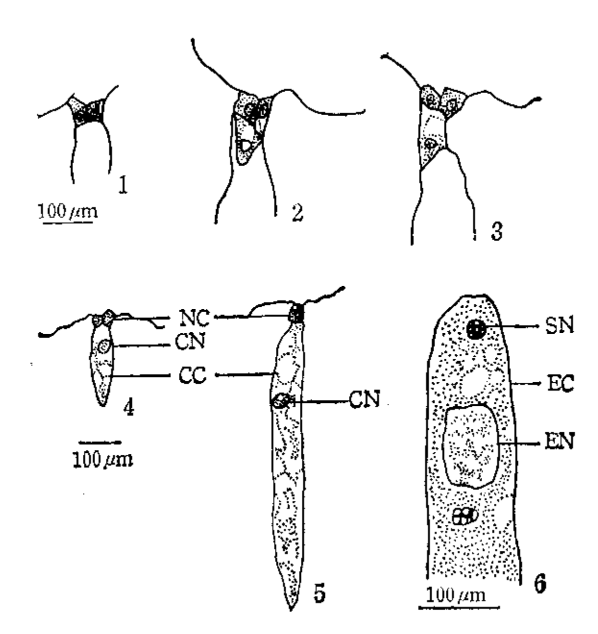


图2 CC-中央细胞(central cell); CN-中央细胞核(the nucleus of the central cell); EC-卵细胞 (egg cell); EN-卵细胞核 (egg nucleus); NC-颈细胞 (neck cell); NB-类核仁状体 (the nucleolus-like bodies)。

1—3. 示颈细胞的不同数目和不同排列方式; 4. 中央细胞初期,颈卵器长约 225 μm; 5. 中央细胞后期,颈卵器长约 740 μm; 6. 卵细胞初期,细胞质中出现类核仁状体。

Fig. 2 1—3. Showing various numbers and arrangement of neck cells; 4. The early stage of central cell, average length of archegonia is 225 μm; 5. The late stage of central cell, average length of archegonia is 740 μm; 6. The early stage of egg cell, the nucleolus-like bodies have made their appearance in the cytoplasm.

颈卵器原始细胞经一次平周分裂,产生一个初生颈细胞和一个中央细胞(图 2:4 为刚形成中央细胞的颈卵器)。通常初生颈细胞再经一次垂周分裂形成 2 个并列的颈细胞(图版 2:4)。但有时颈细胞可再分裂产生 3 或 4 个甚至 5 个颈细胞, 排成一层或两层, 如图 2:1—3 所示。

在中央细胞发育后期,颈卵器周围的雌配子体细胞,因伸长和分裂形成突起, 而颈细胞则内陷,从而使每一个颈卵器都有自己的小室 (图版 2:5)。

中央细胞明显伸长,合点端尖,细胞中充满大液泡。细胞核位于颈细胞下边, 常靠一侧,见图 2:5。核质浓缩成颗粒状,核仁极为明显,核的直径约 30 μm。一般每个雌配子体颈卵器数目为 3—8 个,多数 5 个。

当颈卵器体积达到最大后, 中央细胞核分裂产生一个卵细胞和一个腹沟核 (图版 2:6), 后者染色浅并很快退化。颈卵器从中央细胞进入卵期, 在形态结构上发生了非常明显的变化。液泡几乎完全消失,仅在珠孔端可见一些小液泡;细胞质含量激增; 在卵核下方常见纵向排列着 3—4 团着色深的细胞质团。 颈卵器从中央细胞进入卵期还有一个十分典型的标志是细胞质中出现许多类核仁体。这种物体大小不等,形状各异,经常是一层膜包着几个圆形膜结构 (图版 2:6,7)。席夫试剂染色与中央细胞核的核仁一样呈红或深红色, 显然它们含有同种物质。作者根据染色结果推测这是一种多糖和蛋白的混合物。

这种物体在卵形成时出现，其数量在受精前达到最高，原胚发育开始后逐渐消失。

卵核形成后体积迅速增大，其周围常围绕一层染色较淡的细胞质，与卵核一道向下迁移到颈卵器中、上部。核仁消失，核质开始细密，但受精时又成颗粒状。核内常见一些集中在一起的黑色颗粒，染色质变得不可辨认(图版 2:6)。

成熟卵核沿颈卵器长轴略伸长，其长轴直径约 85 μm，宽轴直径约 68 μm，比中央细胞核大约 1.5 倍。曾在两个颈卵器中见到有两个卵核，二者形态相似，只是合点端一个稍大些，这也许是由于卵核自身分裂所致 (图版 2:8)。

成熟颈卵器窄而长，合点端细尖，其总长度约达 911 μm，而宽度仅约 85 μm 左右。每个颈卵器有自己的一层套细胞。相邻颈卵器由几层配子体细胞相隔。但也常见两个甚至三个颈卵器紧靠一起，中间只隔一层套细胞。

(三) 受精作用与胚胎发育

两个精子连同花粉管内含物穿过颈卵器颈部入卵。具功能大精子首先向卵核靠近并与之融合，而不具功能小精子则落在后面。

精核与卵核的染色体在合子第一次分裂的中期融合，受精作用完成，合子在原位直接进入第一次分裂后期。

1. 原胚发育

图版 3:1 为合子第一次分裂末期，纺锤体排列方向与颈卵器纵轴平行，染色体达到两极密集成团。合子第一次分裂产生的 2 个原胚游离核体积基本相等，如图版 3:2 所示，其长轴直径约 50 μm，宽轴直径约 30μm，二核包在新细胞质中向颈卵器合点端移动。紧接着发生第二次同步分裂，产生 4 个原胚游离核，体积小于二核期，核质稀 (图版 3:3)。因二核原胚分裂方向不定，四核原胚排列方式各异，如图 3:1—4 所示。在颈卵器基部，四核原胚又一次同步分裂产生八个原胚游离核，分布不规则。有时四个游离核在到达颈卵器底部前就进行分裂。紧接着又一次同步分裂，形成 16 核原胚 (图 4:1)。

原胚游离核时期，颈卵器上部细胞质逐渐退化，其间常可见到 3—5 个多余核。这些核形状不规则，核质稀，显然处于一种正在退化的状态中 (图版 3:4)。三尖杉属其它种植物原胚发育的这个时期也都发现有多余核 (Singh，1961)

16 核原胚形成后，核间可见成膜体，细胞壁即在这些成膜体上形成。原胚细胞壁的建立，导致二层结构：下层 10—13 个细胞排列不规则，构成初生胚细胞 (PE)；上层 3—6 个细胞排列较规则，细胞大些，其朝向颈卵器珠孔端的一面没有细胞壁，这一层细胞叫开放层 (O)，所有原胚细胞都含淀粉。

开放层细胞再次同步分裂，产生二层细胞，即上层 (U) 和原胚柄层 (PS). 上层细胞壁完整或不完整，后来退化。初生胚细胞再次分裂使胚细胞数目加倍。胚细胞群顶端，有 1—2 个细胞体积相当于其它胚细胞的 1—2 倍，其细胞质中有液泡，核大，核仁明显，这是冠细胞(图 4:2，图版 3:5)。冠细胞存留期很长，直到胚柄伸得很长，胚已进入雌配子体时还能见到。一般认为，冠细胞可分泌某种酶，消化周围雌配子体细胞，打开胚前进的通路。消化后的可溶性物质则被胚细胞吸收 (Singh，1978)。还有人认为，冠细胞的存在，阻止了裂生多胚的发生，因而属较原始的性状 (Buchholz，1925)。

成熟原胚共分三层：上层 (U)，3—6 个细胞，很快退化；原胚柄层 (PS)，3—6 个细

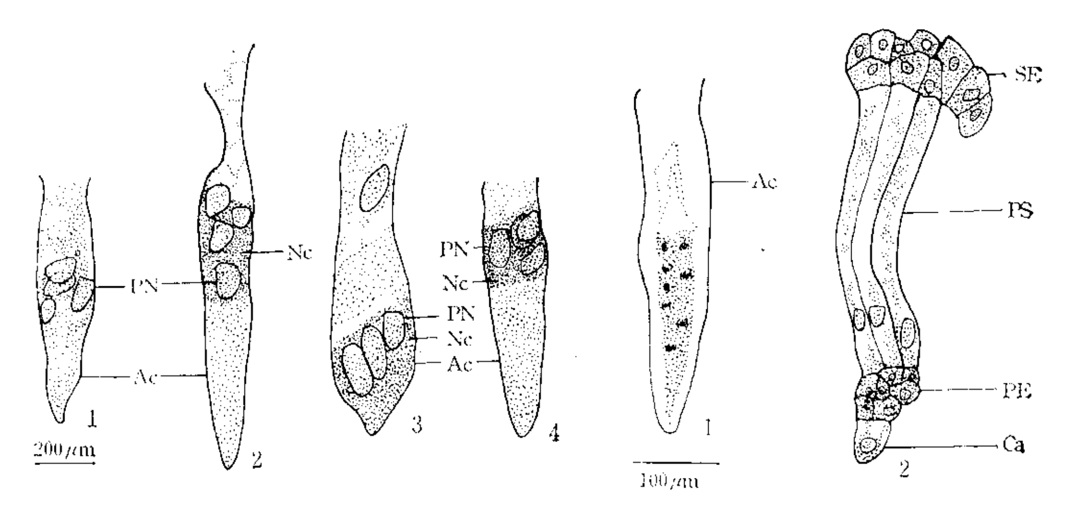


图 3 示原胚 4 个游离核的 4 种排列方式
Ac-颈卵器 (archegonium); Nc-新细胞质 (neocytoplasm); PN-原胚游离核 (proembryonal nuclei)。
Fig. 3. Showing four kinds of arrangement of four-nuclear proembryo.

图 4 Ac-颈卵器 (archegonium); Ca-冠细胞 (cap cell), PE-原胚细胞 (proembryonal cells); PS-原胚柄 (prosuspensor); SE-原胚柄胚 (prosuspensor embryo)。
1. 原胚 8 个游离核正在分裂形成 16 个游离核; 2. 原胚柄充分伸长,胚前端冠细胞依然存在,原胚柄细胞分裂形成了原胚柄胚。
Fig. 4. 1. Eight-nuclear proembryo is dividing into 16-nuclear proembryo; 2. Showing the elongated prosuspensor, the cap cell, and the prosuspensor embryo.

胞;胚层 (E), 20—26 个细胞。

原胚柄伸长前,上层消失。原胚柄伸长过程中,因其细胞分裂而在胚柄远离胚的一端产生一些胚状细胞群, Singh (1961, 1964) 称之为原胚柄胚(图 4:2)。

2. 幼胚分化及后期胚胎发育

原胚柄充分伸长后退化,胚群基部细胞膨大,伸长, 形成次生胚柄。胚细胞经多次平周和垂周分裂, 形成一个圆柱状胚。这时胚开始分化: 胚体最外一层经不断地垂周分裂以增大胚表面积, 并分化出排列整齐的胚表皮层。胚体合点端和珠孔端细胞在形态上和排列上也开始出现差异。在靠近珠孔端的幼胚部分, 出现弧形排列的细胞。弧的底部有一团细胞与邻近细胞不同,形成根原始细胞。弧的上部胚中心部分细胞沿长轴伸长,细胞质较浓,细胞核长形,与胚皮层组织区分明显,分化成为原形成层,将来分化成根的初生维管组织。在原形成层的四周分化出胚皮层组织,其细胞长而宽,核圆,细胞质含量较少,有淀粉分布。弧的下部分化成由柱状组织和环柱组织构成的根冠。中间的柱状组织细胞扁平,两侧的环柱组织细胞大,形状不规则,斜向排列,其上部细胞与皮层是连续的, 没有明显界限。根冠细胞中充满淀粉 (图版 2:9)。此时,次生胚柄已十分发达,形成多回弯曲折叠。

随着胚根冠的出现,苗端也开始分化, 3—5 层基本等径的细胞形成一个丘状突起(图版 2:10)。苗端两侧,子叶原基突起并迅速生长,随之,原形成层也向顶分化, 分成两束分

表 1 **篦子三尖杉生殖周期**

Table 1 Chronology of the reproductive phases in *Cephalotaxus oliveri*

发育日期 Date	雄配子体发育 Development of the male gametophyte	雌配子体发育和胚胎发育 Development of the female gametophyte and embryogeny
Y1 10月28日 October 28	小孢子母细胞已形成 Formation of microspore mother cell	
12月26日 December 26	小孢子母细胞减数分裂 Meiotic division of microspore mother cell	
Y2 2月15日 February 15	四分体形成 Formation of tetrad	
2月25日 February 25	单细胞花粉形成 Eormation of one-celled pollen grain	
3月21日 March 21		造孢组织形成 Formation of sporogenous tissue
3月26日 March 26	花粉成熟 Maturation of pollen	
3月20日—4月10日 March 20—April 10	传粉 Pollination	
4月5日—15日	花粉管开始休眠，内含精原细胞、管核和不育细胞。	大孢子母细胞分化，珠孔关闭，珠被中出现树脂道
April 5—15	Formation of spermatogenous cell, tube nucleus and sterile cell; pollen tube in domancy	Formation of megaspore mother cell; micropyle closing; resin passages make their appearance in integument
8月5日—15日 August 5—15	花粉管休眠期 pollen tube in domancy	同上 ibid
Y3 4月20日—30日 April 20—30	花粉管开始伸长 Pollen tube elongating	游离核时期 Free nuclear stage
5月10日—20日 May 10—20	花粉管继续伸长 Pollen tube continuing to elongate	细胞壁形成 Wall formation
5月20日 May 20		颈卵器原始细胞形成 Formation of archegonial initials
5月20日—27日 May 20—27	花粉管迅速穿透珠心并与雌配子体接触 Pollen tube penetrating through nucellus and contacting female gametophyte	中央细胞时期 Central cell stage
5月27日—30日 May 27—30	精原细胞分裂，形成两个体积不等的精子细胞 Formation of two unequal sperm cells	中央细胞分裂形成卵和腹沟核 Division of central cell into egg and ventral canal nucleus
5月30日—6月10日 May 30—June 10		受精作用与原胚发育 Fertilization, and proembryogeny
7月10日—15日 July 10—15		苗端分化，子叶原基突起 Differentiation of shoot tip and cotyledonary primordia
8月20日 August 20		胚基本成熟 Maturation of embryo

注：(1) Y1、Y2、Y3 分别代表发育的第一、二、三年； (2) 小孢子母细胞减数分裂时期的材料采自四川省，其余时期的材料均采自湖南。

Note: 1. Y1-First year, Y2-Second year, and Y3-Third year. 2. The material of meiotic division stage of microspore mother cell was collected from Sichuan Province, and other stages of material were collected from Hunan Province.

别进入两个子叶。

随着胚的发育，淀粉在胚中分布及含量逐渐增加。子叶原基刚分化时，只分布于根冠，及苗端下部两侧皮层细胞中，且含量少，颗粒小。而当胚成熟时，除苗端及根原始细胞外，所有胚细胞均充满淀粉。

图 5:1 表示成熟胚，由子叶、胚轴(包括苗端、髓、原形成层)、根冠、过渡区及次生胚柄组成，总长度(不算胚柄)约 7.2mm。其结构有如下特点：(1)子叶极为发达，长约 4.6mm，占整个胚体长度的 4/5。(2) 下胚轴很短，约 0.7 mm，长度仅为子叶的 1/6。(3) 苗端下部、原形成层上部有不典型的髓。(4) 根冠较长，约 10—15 层细胞高，其细胞向上与胚皮层细胞，向下与过渡区均无明显界限 (图版 3:6)。(5) 胚表皮细胞只延伸至根冠上部两侧。

曾在一例中发现成熟胚有 3 枚子叶，这种变异是极为少见的。

(四) 生殖周期

由雌雄生殖器官发生到胚成熟，整个生殖周期需时约二年。

因植物生长地及气候条件的不同，生殖周期也有所变化，如在张家界地区，传粉受精比绥宁黄双地区的植物要晚 15 天左右。

篦子三尖杉的生殖周期详见表 1。

讨　　论

三尖杉科 Cephalotaxaceae 的胚胎学工作虽然开始得较早，但到目前为止，只有三种有过较系统的研究。

篦子三尖杉的胚胎学观察表明，三尖杉科胚胎发生、发育过程具有一定的共性，但篦子三尖杉同其它几种相比，也存在一些重要差异：

(一) 三尖杉科胚胎发育的共同点

1. 雄配子体无原叶细胞；2. 花粉无翅，二细胞期散粉，传粉一年后受精；3. 精原细胞分裂产生两个体积不等的精细胞，一般体积较大的精子具功能；4. 胚珠成对侧生于雌球花苞片腋处；5. 传粉前，珠心顶端表面几层细胞解体，形成一个弱发育的贮粉室；6. 雌配子体第 12 次游离核分裂后形成细胞壁；7. 颈卵器单生于雌配子体珠孔端，窄而长，合点端尖，多少有些下陷，每一雌配子体有颈卵器 3—8 个；8. 颈细胞一般为两个，排成一层；9. 卵细胞中含许多体积、形状各异的类核仁体，花粉管中也可见到；10. 腹沟核形成后很快解体；11. 原胚顶端有冠细胞；12. 原胚产生 16 个游离核后形成细胞壁；13. 无裂生多胚现象；14. 种子无假种皮。

关于三尖杉科胚胎学的共性，有两个问题需要加以说明：其一，精原细胞分裂是产生了两个精细胞还是只产生了两个雄核？ Singh (1961) 认为，*C. drupacea* 精原细胞的分裂并未伴随胞壁的形成。而其它多数学者对三尖杉属植物的观察都证实精子是细胞，且体积不等。其中最有说服力的是 Gianordoli (1974) 对 *C. drupacea* 雄配子的电镜观察。其二，关于卵细胞中的类核仁体，Singh 在关于 *C. drupacea* (1961) 的报告中虽未提及，但他在图中却有所表示(参见 Singh, 1961 p. 74, fig. 13; p. 176, fig. 14; p. 178, fig. 15)。这些图中，颈卵器内黑色颗粒，圆或长圆形，其特征酷似本文所提到的类核仁体，它们似属

一类物质。鉴于在 *C. fortunei* 颈卵器同一时期也观察到大量类核仁状体，可以认为这是三尖杉属的一个共同特征。

（二）篦子三尖杉与属内其它种胚胎学性状的明显差异

篦子三尖杉	其它种
1. 从四分小孢子产生到成熟花粉形成历时一个半月以上	从小孢子母细胞减数分裂到二细胞花粉形成，只需 10—15 天
2. 精原细胞分裂前，细胞中心细胞质浓缩成星状放射区域	精原细胞质未浓缩成星状放射区域
3. 成熟胚苗端明显突起，呈半球形	成熟胚苗端扁平，直到种子萌发时才明显突起
4. 成熟胚表皮只延伸至根冠上部	成熟胚表皮一直延伸至根冠下部过渡区
5. 成熟胚苗端与形成层之间有不典型的髓	成熟胚胚轴中无髓细胞
6. 根冠较发达	根冠不发达
7. 成熟胚子叶极长，约为下胚轴长度的 5 倍	成熟胚子叶短，约为下胚轴的 1/2

表 2　篦子三尖杉与日本粗榧雄配子体发育的比较

Table 2　Comparison in stage of development of male gametophyte between *Cephalotaxus oliveri* and *C. drupacea*

发育日期 Date	篦子三尖杉 *Cephalotaxus oliveri*	日本粗榧 *Cephalotaxus drupacea*
Y1 12月中旬 December 10—20	小孢子母细胞形成 Formation of microspore mother cell	小孢子母细胞形成 Formation of microspore mother cell
12月下旬 December 20—30	小孢子母细胞减数分裂 Meiotic division of microspore mother cell	小孢子母细胞休眠 microspore mother cell in Domancy
Y2 2月中旬 February 10—15	四分体时期 tetrad Stage	同上 ibid
2月下旬 February 20—30	单细胞花粉形成 Formation of one-celled pollen grain	同上 ibid
3月上、中旬 March 1—15	单细胞花粉期 Stage of one-celled pollen grain	10—15天内，小孢子母细胞减数分裂，四分体分离，单细胞花粉形成 Meiotic division of microspore mother cell, separating of tetrad, and formation of one-celled pollen grain during 10—15 days
3月下旬—4月上旬 March 20—April 10	两细胞花粉形成花粉散放 Maturation and shedding of pollen grains	两细胞花粉形成花粉散放 Maturation and shedding of pollen grains

注：Y1-第一年；Y2-第二年。

Note: Y1- first year; Y2-second Year.

精原细胞分裂前，其中心出现星状放射区域，这一特殊现象在篦子三尖杉中是始终不变的特征，在三尖杉属其它种植物中还未发现。关于 *Cephalotaxus drupacea* 的精原细胞，Lawson (1907) 曾这样写到："尽管我未能发现分裂期间的纺锤体，但对(精原细胞)分裂前后细胞质的仔细观察表明，没有类似于苏铁和银杏在体细胞(即精原细胞)分裂中出现的生毛体存在"。Coker (1907) 这样描述 *C. fortunei* 的精原细胞："当花粉管到达颈卵

器颈部时，体细胞(即精原细胞)原生质很稠，在核下部呈星状放射……”。而作者所观察的 *C. fortunei* 精原细胞在分裂前，细胞质的中心部分只是比周缘部分浓一些，并未见到形成典型的星状放射区域。

篦子三尖杉胚胎学性状的特殊性，主要表现在后期胚胎发育中。最为突出的两点是：1. 苗端早在胚成熟前分化形成明显圆锥状突起；2. 成熟胚子叶极为发达。图5：1—2 是篦子三尖杉和三尖杉成熟胚的投影放大；表3是篦子三尖杉与三尖杉成熟胚各部分长度的比较。篦子三尖杉与三尖杉相反，其子叶远长于胚轴。此外，篦子三尖杉的根冠及根冠与胚柄间的过渡区都较发达。

朱太平(1979)；傅立国(1984)和胡玉熹(1984)在形态解部学及分类学等方面对三尖杉属植物做了系统的研究后，发现篦子三尖杉在外部形态、解剖结构(特别是叶子的形态、排列与解剖结构)以及生物碱组成同本属其它植物相比有明显差别。因而他们建议将三尖杉属分为两个组：篦子三尖杉组 Sect. I Pectinatea L. K. Fu, 只

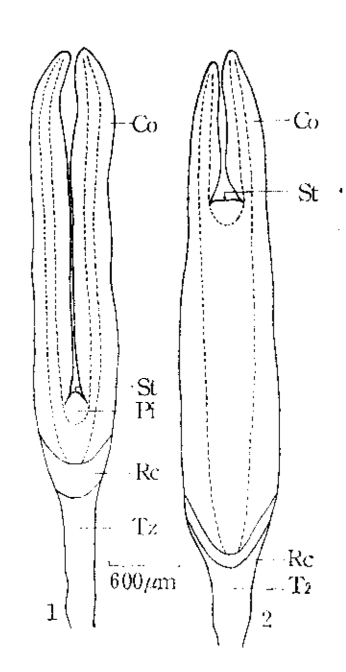


图5 成熟胚的结构

Co-子叶 (cotyledon); Pi-髓 (pith cells); Rc-根冠 (root cap); St-苗端 (shoot tip); Tz-过渡区 (Transitional zone)。

1. 篦子三尖杉 *Cephalotaxus oliveri*; 2. 三尖杉 *Cephalotaxus fortunei*。

Fig. 5. Structure of the mature embryo

1. The mature embryo of *Cephalotaxus oliveri*; 2. The mature embryo of *C. ofrtunei*.

表3 篦子三尖杉与三尖杉成熟胚各部长度比较

Table 3 Comparison in length of mature embryo between *Cephalotaxu oliveri* and *C. fortunei*

胚各部分 portions of mature embryo	篦子三尖杉 *Cephalotaxus oliveri* (mm)	三尖杉 *Cephalotaxus fortunei* (mm)
子叶 Cotyledon	4.6	1.7
胚轴 Embryonal axis	0.7	3.7
根冠 Root cap	0.4	0.2
过渡区 Transitional zone	1.6	0.8
胚体总长度 Total length of embryo	7.3	6.4
子叶与胚轴长度之比 Proportion of cotyledon to embryonal axis in length	6:1	1:2

注：本表两种植物的数据均根据15个成熟胚统计。

包括蓖子三尖杉一种；三尖杉组 Sect. 2 Cephalotaxus，包括本属所有其它种。

根据篦子三尖杉胚胎学性状的特殊性，本文支持上述作者将其成立一组的观点。

参 考 文 献

[1] 朱太平，1979：三尖杉属植物的生物碱研究及其化学分类问题，植物分类学报 **17**(4)：7—20。

[2] 郑国锠，1982：生物显微技术，人民教育出版社。

[3] 胡玉熹，1984：三尖杉属植物叶片结构的比较观察，植物分类学报 **22**(4)：289—296。

[4] 傅立国，1984：三尖杉属的研究，植物分类学报 **22**(4)：277—288。

[5] Arnoldi, W., 1900: Beiträge zur morphologiedes gymnospermen. III. Embryogenie von Cephalotaxus fortunei. *Flora* **87**: 46—63.

[6] Buchholz, J. T., 1925: The embryogeny of Cephalotaxus for tunci, *Bull. Torrey Bot. Cl.* **52**: 311—324.

[7] Coker, W. C., 1907: Fertilization and Embryogeny in Cephalotaxus fortunei. *Bot. Gaz.* **43**: 1—10.

[8] Favre-Duchartre, M., 1957: Contribution à l'étude de la reproduction chez Cephalotaxus drupacea. *Rev. Cytol. Biol. Veg., Paris,* **18**: 305—343.

[9] Gianordoli, M., 1974: A cytological investigation on gametes and fecundation among Cephalotaxus drupacea. In H. F. Linskens (Ed.): Fertilization in Higher Plants. pp. 221—232. North-Holland, Amsterdam and Oxford: American Elsevier, New York.

[10] Kaur, D., 1958: Embryology of Cephalotaxus drupacea var. pedunculata. *Proc. 45th Indian Sci. Congr.* (Madras), 291—292.

[11] Khoshoo, T. N., 1957 a: Meiosis in Cephalotaxus drupacea var. pedunculata. *Curr. Sci.* **26**: 118—120.

[12] Lawson, A. A., 1907: The gametophytes, fertilization and embryo of Cephalotaxus drupacea. *Ann. Bot.* (Lond), **21**: 1—23.

[13] Singh, H., 1961: The life history and systematic position of Cephalotaxus drupacea Sieb. et. Zuce. *Phytomorphology* **11**: 153—197.

[14] ——————, 1964: The proembryogeny of Cephalotaxus drupacea A confirmation. *Phytomorphology* **14** (4): 527—529.

[15] ——————, 1978: Embryology of Gymnosperms. Gebrüder Borntraeger Berlin.

[16] Sugihara, Y., 1947: The male gametes of Cephalotaxus drupacea Sieb. et Zuce. *Bot. Mag. Tokyo* **6**: 45—46.

[17] Worsdell, W. C., 1900: The vascular structure of the ovule of Cephalotaxus. (Notes). *Ann. Bot.* (Lond.) **14**: 317—318.

[18] ——————, 1901: The morphology of the flower of Cephalotaxus. *Ann. Bot.* (*Lond.*), **15**: 637—652.

AN EMBRYOLOGICAL INVESTIGATION AND SYSTEMATIC POSITION OF CEPHALOTAXUS OLIVERI MAST.

Li Ying　　Wang Fu-hsiung　　Chen Zu-keng

(*Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing*)

Abstract The tapetum is of the secretory type. After breakdown of callose wall around tetrads, tapetal cells degenerate quickly and disappear completely at the late stage of microspore development. The mature male gametophyte is of a tube cell and a generative cell, without prothallial cells. The pollen tube lodging in the nucellus contains a spermatogenous cell, a tube nucleus and a sterile cell before entering domancy. In the following spring the pollen tube grows fast, and reaches the female gametophyte when the archegonia are mature. The spermatogenous cell enlarges obviously, and the cytoplasm is very dense in the centre of the cell and shows well-marked radiations from this region to the periphery, when it divides to form two sperm cells of unequal size, while the tube nucleus and the sterile cell degenerates and subsequently disappears. After 12th simultaneous divisions the cell wall of the female gametophyte

forms from the periphery to the centre. When the central cell has divided to form the egg and the ventral canal nucleus ,its cytoplasm becomes very dense and numerous bodies, similar to nucleoli in appearance, occurs. The sperm and the egg come together at metaphase of the first division of the zygote. The wall formation of proembryo initiates at the 16-nucleate stage.

The features of the mature embryo are as follows: (a) The cotyledons are very long, with their length about four fifths of that of the whole embryo, (b) the embryonal axis is so short as to cover only about one sixth of the cotyledons, (c) there is no typical pith, (d) the root cap is well-developed and consists of about 10—15 layers of cells which are very large and are full of starch grains and (e) the epidermis cells only extend to the upper part of the root cap. It is concluded that Fu's (1984) suggestion, that the *Cephalotaxus* be divided into two sections, Cephalotaxus and Pectinatae, is supported by the present embryological investigation on *C. oliveri*.

Key words *Cephalotaxus;* Embryology; Phylogeny

Explanation of plate

Plate 1

EN-egg nucleus; It-integument; Me-mother cell; N-nucleus; NC-neck cell; Nc-nucellar cells; PA-proarchegonium; PC-pollen chamber; PT-pollen tube; SN-sperm nucleus.

1. Single-celled pollen grain, showing the larger starch grains in the cytoplasm. ×520. 2. Two-celled pollen grain, showing a generative cell and a tube cell. ×549. 3. The micropyle of the ovule, showing a pollen grain which is falling into the micropyle; Note the pollen chamber which develops by the degeneration of the nucellar cells in the micropylar region. ×150. 4. A dormant pollen tube, showing a spermatogenous cell (thick arrow), a tube nucleus and a sterile cell (thin arrows).×853. 5. The mature spermatogenous. In the centre of cell the cytoplasm is very dense and shows well-marked radiations from this region to the periphery of the cell. ×747. 6. Two mature sperm cells of unequal size. ×752. 7. Free-nuclear female gametophyte, showing the regularly arranged nuclei. ×360.

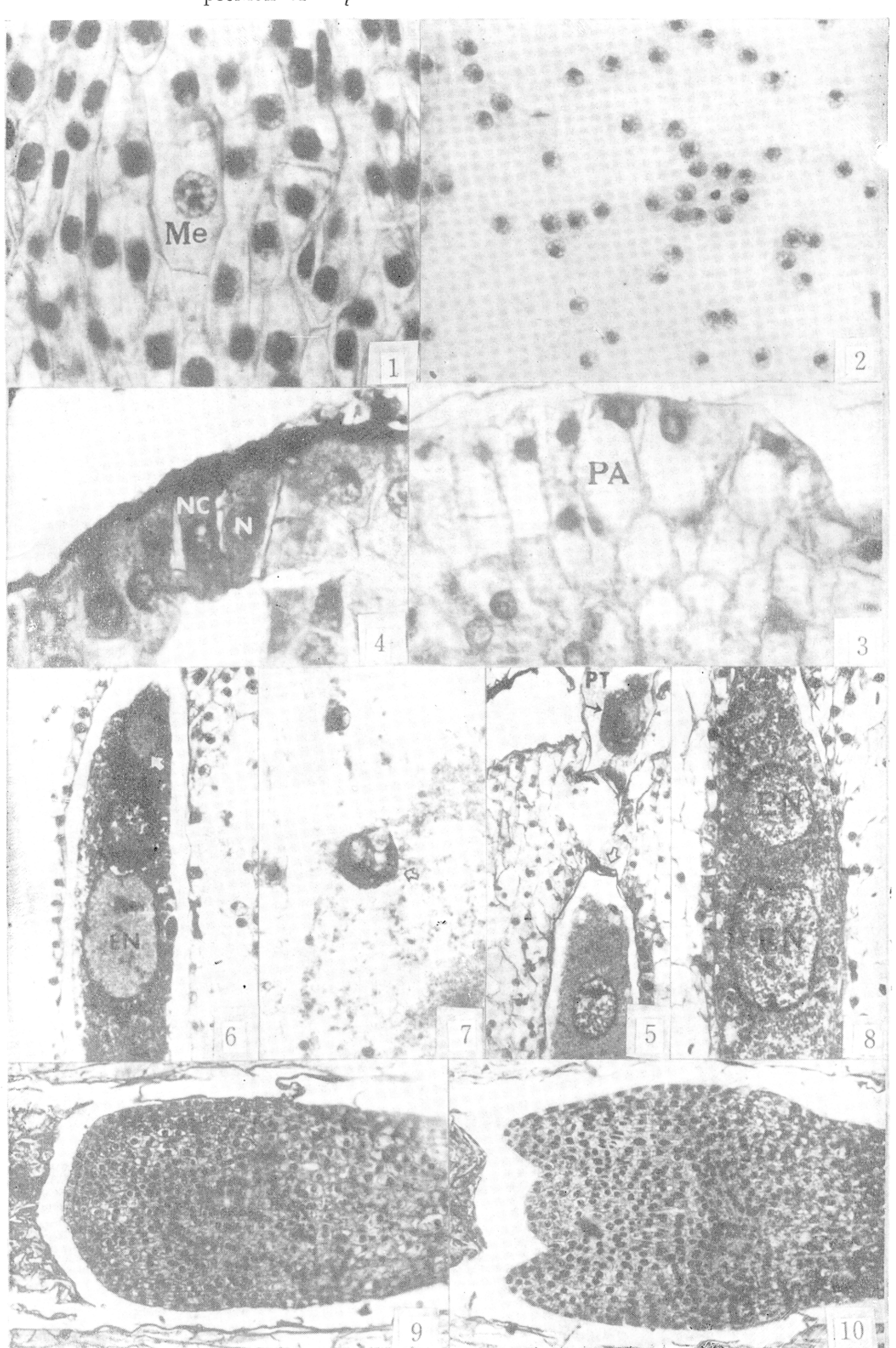
Plate 2

1. A megaspore mother cell. ×720. 2. Free-nuclear female gametophyte, showing the regularly arranged nuclei ×225. 3. Two archegonial initials. ×549. 4. Two neck cells ×480. 5. A young egg cell, the neck cells have degenerated, two sperms have formed in the pollen tube which can be seen just above the archegonium. ×205. 6. The egg cell, showing the egg nucleus and the ventral canal nucleus. ×171. 7. The large and small bodies which similar to the nucleoli in the egg cells. ×640, ×641. 8. Two egg nuclei in one egg cell. ×198. 9. A columned embryo. The epidermis, the periblem, the procambium, and root cap are becoming distinct. ×48. 10. Late stage of embryogeny. The cotyledonary primordium and stem apex are distinct. ×51.

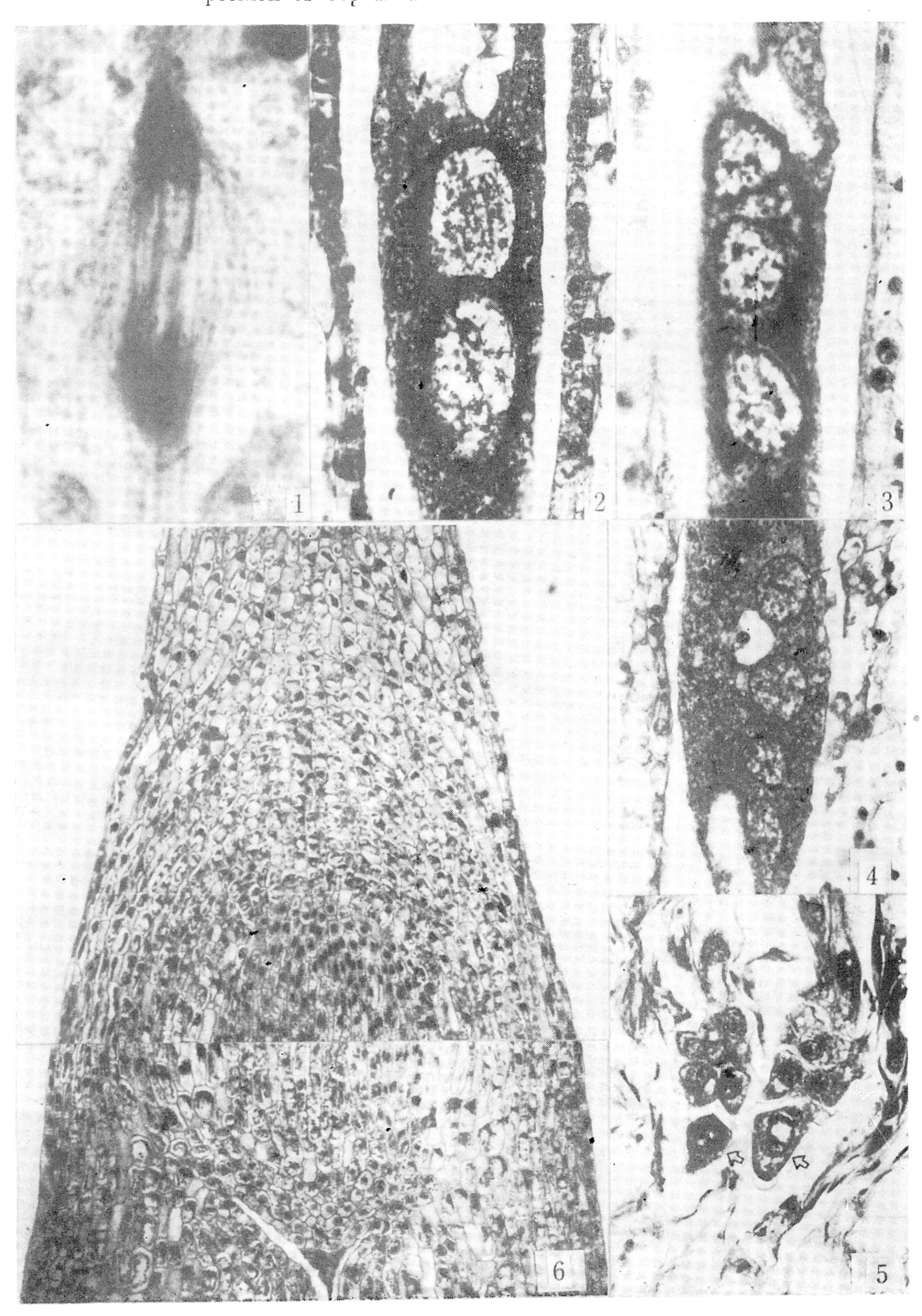
Plate 3

1. The zygote nucleus is in the telophase. ×750. 2. Two free nuclei of proembryo which are enclosed in the new cytoplasm. ×350. 3. Four free nuclei of proembryo, which are still enclosed in the new cytoplasm.×228. 4. Four vestige nuclei on the upper portion of the archegonium at the stage of proembryogeny. ×130. 5. A young embryo, showing the cap cells. (note by arrow) ×120. 6. The portion of the hypocotyl and transition zone. There is no typical pith between stem tip and procambium, the root cap and stem apex are well-developed. ×86.

1．单细胞花粉（N-细胞核），×520； 2．二细胞花粉，×549； 3．胚珠珠孔端，示已进入珠孔的一个花粉粒（It-珠被、Nc-珠心、PC-贮粉室），×150； 4．已进入休眠期的花粉管（PT-花粉管），×853； 5．发育成熟的精原细胞，示细胞中央星状放射区域，×747； 6．两个成熟的体积不等的精细胞，×752； 7．均匀分布的雌配子体游离核，×360。



1. 大孢子母细胞(Me), ×720； 2. 不均匀分布的雌配子体游离核，×225； 3. 颈卵器原始细胞(PA), ×549； 4.两个颈细胞(NC),×480； 5.卵形成初期,雌配子体顶端因颈卵器下陷而形成小室,×205； 6.卵细胞,示卵核(EN)及腹沟核(箭头所示)，×171； 7. 卵细胞中类核仁状体(箭头所示),×640； 8.同一卵细胞中的两个卵核,×198； 9.柱状胚,×48； 10.柱状胚进一步发育，子叶原基和茎端已明显突起,×51。



1. 合子第一次分裂末期，×750； 2. 被包绕在新细胞质中的两个原胚游离核，×350； 3. 四核原胚，示其中三个游离核，×228； 4. 原胚发育期位于颈卵器上部的四个多余核，×130；5. 未分化幼胚、示冠细胞(箭头所示)，×120； 6. 成熟胚胚轴及过渡区一部分。示明显突起的苗端，苗端与原形成层之间不典型的髓细胞以及发达的根冠，×86。